Beiträge

zur

Kenntniss einiger Wasserpflanzen.

I. Ueber die Abhängigkeit der Heterophyllie einiger Monocotylen von äusseren Einflüssen.

II. Weddellina squamulosa Tul.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der philosophischen Doktorwürde

vorgelegt

Einer hohen philosophischen Fakultät

der

Universität Rostock

von

Wilhelm Wächter

aus Altona.

Sonder-Abdruck aus „Flora oder Allgem. bot. Zeitung“, 1897, 83. Band, Heft 3.

München

Druck von Val. Höfling, Kapellenstrasse Nr. 3

1897.

Beiträge

zur

Kenntniss einiger Wasserpflanzen.

I. Ueber die Abhängigkeit der Heterophyllie einiger Monocotylen von äusseren Einflüssen.

II. Weddellina squamulosa Tul.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der philosophischen Doktorwürde

vorgelegt

Einer hohen philosophischen Fakultät

der

Universität Rostock

von

Wilhelm Wächter

aus Altona.

Sonder-Abdruck aus „Flora oder Allgem. bot. Zeitung“, 1897, 83. Band, Heft 3.

München

Druck von Val. Höfling, Kapellenstrasse Nr. 3

1897.

Referent: Prof. Dr. Falkenberg.

ACAD.
LUGD.BAT.
BIBL.

I.

Ueber die Abhängigkeit der Heterophyllie einiger Monocotylen von äusseren Einflüssen.

Auf dem Gebiete der experimentellen Morphologie sind in den letzten Jahren zahlreiche Erfolge erzielt worden, und es ist durch die experimentelle Methode in der morphologischen Forschung, die sich nicht allein damit befasst, die Ergebnisse der formellen Morphologie und der Entwickelungsgeschichte zu prüfen und zu ergänzen, sondern auch nach den Ursachen der Organbildung sucht, der Morphologie eine mehr physiologische Richtung gegeben. — Wie erfolgreich das Experiment zur Aufklärung mancher falschen Anschauungen gewesen ist, zeigt die grundlegende Goebel'sche Arbeit: „Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Blattes“ [1]), deren Resultate, wie die späterer Arbeiten desselben und anderer Autoren noch ein grosses Arbeitsfeld auf diesem Gebiete vermuthen lassen.

Unter anderem hat Goebel in der eben citirten Arbeit nachgewiesen, dass die schmalen bandförmigen Wasserblätter der Sagittaria sagittaefolia, über deren morphologischen Werth man lange Zeit im Unklaren war, ebenso wie die Uebergangsformen zu den Pfeilblättern nichts anderes sind, als einfache Formen des ganzen Blattes, welche auf einer früheren Entwickelungsstufe des Pfeilblattes stehen geblieben, mithin als Hemmungsbildungen des letzteren aufzufassen sind.[2]) Es wird dadurch die alte Anschauung De Candolles, der die Bandblätter für Phyllodien hielt, eine Ansicht, die sich vielfach noch bis heute erhalten hat[3]), als eine unhaltbare nachgewiesen. — Dass die bandförmigen Wasserblätter keine Phyllodien sind, sucht später auch Klinge[4]) auf Grund anatomischer Verhältnisse nachzuweisen.

1) Vergl. Bot. Zeitung 1880 pag. 752 ff.

2) Vergl. hierüber auch: Goebel, Vergleichende Entwickelungsgeschichte, Schenk's Handb. 3, 1, pag. 261 ff. u. Goebel, Ueber die Jugendzustände der Pflanzen, Flora 1889 pag. 1 ff.

3) Vergl. z. B. Missouri Botanical Garden 1895.

4) Vergl. Sitzungsberichte d. Naturf.-Gesellsch. b. d. Universit. Dorpat, 1880, Bd. 5 pag. 390.

Bekanntlich wird bei der Sagittaria sagittaefolia eine grosse Mannigfaltigkeit an Formen dadurch hervorgerufen, dass eine oder die andere Blattform die vorherrschende wird. So kommen Formen mit nur bandförmigen Blättern, andere mit bandförmigen und Schwimmblättern u. s. w. vor und es ist dieser Formenreichthum wiederholt Veranlassung zur Aufstellung neuer Varietäten (vergl. Klinge l. c. pag. 400 ff.) oder gar Species gewesen.

Im Allgemeinen ist die Formation dieser Pflanze von ihrem Standort abhängig, je nachdem dieselbe in tiefem oder seichtem Wasser wächst, und es ist der Heterophyllie gerade dieser Pflanze von Seiten der Morphologen schon seit langem ein reges Interesse entgegen gebracht worden.[1]) So berichtet Kirschleger[2]) über eine Tiefwasserform, die er mit der als Saggittaria vallisneriifolia beschriebenen identificiren konnte; aber schon er bezweifelt die Berechtigung zur Aufstellung einer neuen Varietät. „Diese Sagittaria vallisneriifolia", schreibt er, „ist eigentlich keine Varietät, sondern eine Art Bildungs-Hemmung, ein gewisser früherer Zustand der Blattform, welche fluthendes Wasser oder auch tiefes Teichwasser verhindert haben, die spätere Blattgestalt auszubilden, die man allgemein als pfeilförmig beschreibt."

Als Ursache für diese „Bildungs-Hemmung" bezeichnet also Kirschleger fluthendes oder tiefes Wasser; dabei ist jedoch zu bedenken, dass das Wasser als solches die Veränderungen nicht hervorzurufen vermag, sondern wir haben es bei tiefem oder fluthendem Wasser offenbar mit einem Complex von Ursachen zu thun, deren wichtigste ohne Zweifel eine geminderte Lichtintensität ist, denn, wie Goebel[3]) nachgewiesen hat, ist es möglich, bei schwacher Beleuchtung in ganz seichtem Wasser Tiefwasserformen von Sagittaria sagittaefolia zu ziehen.

Ich habe nun versucht, durch eine Anzahl von Experimenten an solchen Wasserpflanzen, deren Entwickelung wie bei Sagittaria mit Ausbildung bandförmiger Primärblätter beginnt, und denen später höher entwickelte, mit Stiel und Spreite versehene Blätter folgen, zu zeigen, wie es ermöglicht werden kann, einerseits derartige Pflanzen

---

1) Vergl. v. Martens, Reise nach Venedig (1824, II. Theil pag. 623). Reinsch, Morpholog. Mittheilungen. Flora 1860 pag. 740.

2) Kirschleger, Etwas über fluthende Pflanzen, Flora 1856 pag. 529.

3) Goebel, Ueber die Einwirkung des Lichtes auf die Gestaltung der Kakteen und anderer Pflanzen, Flora 1895 pag. 110.

auf dem Stadium ihrer Primärblattform zu erhalten, andererseits nach Entwickelung höherer Blätter Rückschlagsbildungen zur Primärblattform hervorzurufen, und damit einige Anhaltspunkte zu geben, inwieweit die Bedingungen für die Heterophyllie durch äussere Einwirkungen veranlasst werden.

Als günstigstes Versuchsobject erwies sich wegen ihrer grossen Reactionsfähigkeit die

Sagittaria natans Michx.[1])

Dieselbe wird im Victoriahaus des hiesigen botanischen Gartens in ca. 25 cm tiefem Wasser cultivirt und unterscheidet sich hinsichtlich ihrer Blattgestalt von unserer Sagittaria sagittaefolia dadurch, dass die schmalen bandförmigen Blätter der Jugendform dauernd erhalten bleiben; nur zur Blüthezeit werden einige wenige langgestielte, annähernd elliptische Schwimmblätter unvermittelt, ohne vorhergehende Uebergangsblätter ausgebildet, die zuweilen auch ganz fehlen können. Sie wird vermehrt durch die in beträchtlicher Anzahl zur Entwickelung gelangenden Ausläufer.

Um bei meinen Versuchen jeglichen Einfluss des Wassers auszuschliessen, versuchte ich, die Pflanze ausserhalb desselben zu cultiviren. Es gelang mir dieses bei Anwendung von Torfmull als Substrat und Bedecken jeder einzelnen Pflanze mit einer Glasglocke.

Torfmull ist geeigneter als irgend eine Erdart, weil die Feuchtigkeit durch das grosse Absorptionsvermögen desselben eine weitaus constantere ist als bei Erde. — Zum kräftigen Wachsthum der Pflanzen genügte ein wöchentlich zweimaliges Begiessen mit 2‰iger Knop'scher Nährlösung und tägliche Befeuchtung mit destillirtem oder Regenwasser.

Für die Versuche wählte ich theils jüngere Ausläufer mit nur bandförmigen Wasserblättern, theils ältere Pflanzen, die schon ein oder zwei Schwimmblätter entwickelt hatten.

In der Ausbildung ihrer ersten Blätter auf dem Lande zeigten nun meine Pflanzen ein von einander abweichendes Verhalten.

Verfolgen wir zunächst die Entwickelung der Ausläufer ohne Schwimmblätter. — Ihre ersten, bereits als Wasserblätter angelegten Blätter zeigten dieselbe schmale Bandform, nur waren sie bedeutend kürzer und von grösserer Festigkeit als jene; an den nächst folgenden Blättern machte sich eine Veränderung in der Form bemerkbar, insofern als eine allmähliche Differenzirung in Blattstiel und Blatt-

1) Vergl. Abbildung in Missouri Botanical Garden 1895, Taf. 14.

spreite sichtbar wurde, die ihren Höhepunkt mit der Ausbildung eines gestielten, dem Schwimmblatt der Wasserform ähnlichen Spreitenblattes erreichte (Fig. 1).

Im Laufe der weiteren Entwickelung der Pflanze werden unter normalen Verhältnissen nur noch Spreitenblätter gebildet; die Schmalblätter, wie die Uebergangsformen sterben allmählich ab, und eine etwa drei Monate alte Landpflanze der Sagittaria natans, wie sie Fig. 2 veranschaulicht, erinnert in ihrem Habitus kaum noch an die normale Wasserform, bei welcher man niemals eine so grosse Zahl von Spreitenblättern antrifft.

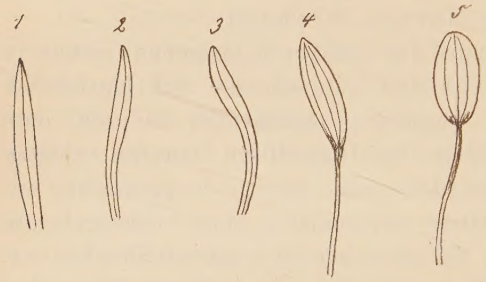

Fig. 1. Sagittaria natans, $^2/_3$.

Das Verhalten der älteren, schon mit Schwimmblättern ausgerüsteten Pflanzen war insofern ein von den ersteren abweichendes, als sich gleich anfangs eine Anzahl von Spreitenblättern entwickelten, deren Zahl bei den verschiedenen Individuen zwischen eins und sechs schwankte. Auf diese folgten Rückschlagsbildungen zur Schmalblattform in der Weise, dass die Diffenzirung in Blattspreite und Blattstiel successive abnahm und die Aufeinanderfolge der Blätter im umgekehrten Sinne, wie bei den Pflanzen der ersten Kategorie, stattfand. — In der Regel fand die Rückbildung mit Entwickelung eines Blattes von der Form 2 in Fig. 1 ihren Abschluss und im weiteren Verlauf des Wachsthums zeigte sich dann wieder in entgegengesetzter Reihenfolge eine Ausbildung der Blätter hinauf bis zur Spreitenblattform.

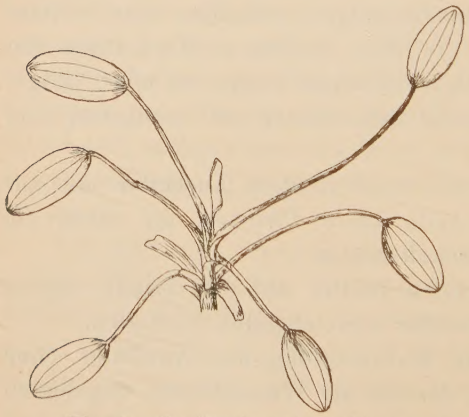

Fig. 2. Sagittaria natans, $^2/_3$.

Natürlich verhalten sich die einzelnen Pflanzen nicht alle vollkommen gleich; bei den Uebergangsblättern, sowohl in aufsteigen-

der, wie in absteigender Richtung kommen vielfach Sprünge vor; so zeigt Fig. 3, wie auf das höchst entwickelte Blatt 1 direct das fast bandförmige Blatt 2 folgt und Blatt 4 weist gegenüber dem vorgeschritteneren Blatt 3 wieder eine Rückbildung auf. Es beruhen dergleichen Unregelmässigkeiten auf der ungeheuer feinen Empfindlichkeit der Pflanze gegen irgend welche störende Wachsthumseinflüsse; sie sind jedoch unwesentlich gegenüber der Thatsache, dass überhaupt die erwähnten Uebergangsformen auftreten.

Nur in einem einzigen Falle ist es mir gelungen, eine Pflanze zu ziehen, die eine lange Zeit, etwa drei Monate hindurch, nur Spreitenblätter bildete, bei welcher also die Rückbildungen ausblieben. Es zeichnete sich dieses Exemplar durch ein äusserst kräftiges und üppiges Wachsthum vor allen andern aus; und es waren die Blätter fast so gross wie die Schwimmblätter der Wasserform, während im Allgemeinen die Spreitenblätter nur ungefähr zwei Drittel der Grösse eines Schwimmblattes erreichten. — Aber bei Eintritt einer kalten, regnerischen Periode, wo nur spärliches Sonnenlicht der Pflanze zur Verfügung stand, brach ihre Widerstandsfähigkeit; die Ueppigkeit des Wachsthums hörte auf und die Folgen zeigten sich in der Ausbildung von Rückschlagsblättern.

Fig. 3. Sagittaria natans, $^2/_3$.

An dem Verhalten aller Versuchsobjekte bei ihrer Cultur als Landpflanzen ist in erster Linie auffällig, dass, im Gegensatz zur Wasserform, hier Uebergänge von Bandblättern zu den Spreitenblättern auftreten.

Diese Thatsache allein würde schon genügen, die Identität der Bandblätter und der Spreitenblätter nachzuweisen, wenn es überhaupt noch nöthig sein sollte nach den Goebel'schen Untersuchungen über die Sagittaria sagittaefolia, ganz abgesehen davon, dass auch bei der Sagittaria natans in den einzelnen Entwickelungsstadien des Spreitenblattes im Wesentlichen dieselben Formen nachzuweisen sind, wie sie uns die Uebergangsblätter repräsentiren.

Bei der Frage nach der Ursache des verschiedenen Verhaltens der Land- und Wasserform bezüglich ihrer Blattentwickelung wird man im Allgemeinen wohl zuerst an eine directe Wirkung dss Wassers, respective bei der Landform an den Mangel desselben zu denken haben.

Mir scheint aber eine derartige Annahme unhaltbar zu sein und zwar deswegen, weil, wie aus meinen Versuchen hervorgeht, die bandförmige Gestalt der Blätter durchaus nicht an den Aufenthalt im Wasser gebunden ist; vielmehr muss ich nach meinen Beobachtungen, die mit Goebel's Versuchen an der Sagittaria sagittaefolia[1]) übereinstimmen, annehmen, dass wir es hier mit einer Lichtwirkung zu thun haben.

Da es zur Anlegung der Schwimmblätter gewisser durch die Assimilationsthätigkeit der Bandblätter producirten Stoffe bedarf, „welche die Pflanze zur Hervorbringung der höheren Blattform befähigen", (Goebel, Schild. II p. 294), kann zur Anlage der Uebergangsblätter, die als Hemmungsbildungen der Schwimmblätter aufzufassen sind, nur ein Theil dieser Stoffe erforderlich sein; es steht somit die Form eines Uebergangsblattes im directen Verhältniss zur Quantität der Bildungsstoffe und es gilt hier dasselbe, was Goebel in Bezug auf die Heterophyllie der Sagittaria sagittaefolia bemerkt[2]): „Wirken die äusseren Bedingungen" (nämlich die zur Production der Bildungsstoffe nöthigen) „rasch ein — bei Wachsthum in seichtem Wasser —, so entstehen Uebergangsbildungen, d. h. es entfalten sich Blattformen, denen nur ein Theil des Antriebs zur Pfeilblattbildung zugekommen ist." — „Bei Wachsthum in tieferem Wasser muss sich die Einwirkung erst langsam summiren. Wir sehen dann nach Entwickelung einer grösseren Anzahl von Bandblättern unvermittelt ein Pfeilblatt erscheinen."

Anstatt der Pfeilblätter haben wir es bei Sagittaria natans mit Schwimmblättern als höchste Blattform zu thun und die Uebergangsblätter treten erst bei der Landform auf.

Dass in der That durch Abschwächung der Lichtintensität die Pflanzen im Stadium der Primärblattform erhalten werden können, wird weiter unten zu zeigen sich Gelegenheit bieten.

Eine zweite Frage, die sich aus den Beobachtungen an den Landculturen ergibt, nämlich die nach der Ursache der Rückschlagsbildungen bei der zweiten Serie meiner Versuchspflanzen, dürfte in anderer Weise zu beantworten sein. — Wie oben erwähnt wurde,

1) Vergl. Goebel, Biolog. Schilderungen II pag. 294.

2) Vergl. Goebel, Biolog. Schild. II p. 294.

entwickeln sich bei diesen Pflanzen anfangs eine Anzahl von Spreitenblättern; es waren diese offenbar nichts als bereits angelegte Schwimmblätter, die dennoch zur Entwickelung kommen mussten, wenngleich mit etwas kürzerem Blattstiel und festerer Consistenz als die Schwimmblätter, ein Umstand, der in der Cultur ausserhalb des Wassers seinen Grund hat.

Mit einer Lichtwirkung können wir es hier natürlich nicht zu thun haben, da eine gesteigerte Lichtintensität die entgegengesetzte Erscheinung hervorruft; und da die Pflanzen genau in derselben Weise behandelt wurden wie die der ersten Versuchsserie, sind andere Einwirkungen von aussen, die einen auf die Organisation schädlichen Einfluss ausüben könnten, nicht zu erkennen.

Ich vermuthe, es macht sich hier lediglich der Mediumswechsel geltend; es liegt auf der Hand, dass eine Pflanze, die in verhältnissmässig tiefem Wasser wächst, sich erst an das Landleben gewöhnen muss, vorausgesetzt, dass sie sich überhaupt den ungewohnten Lebensbedingungen anzupassen vermag. — Die schlechten Erfahrungen, die ich mit Culturversuchen mancher Potamogetonarten und anderer Pflanzen gemacht habe, zeigen, dass die Zahl wirklich guter Experimentirobjekte auf diesem Gebiete eine relativ beschränkte ist. — Die Schwächung, die naturgemäss durch die Versetzung der Pflanzen vom Wasser aufs Land eintritt, wird nun durch die Rückschlagsbildungen zum Ausdruck gebracht; dass in der Regel Uebergangsblätter auftreten und nicht sofort bandförmige oder annähernd bandförmige Blätter, erkläre ich mir daraus, dass infolge der Schwächung den Primordien immer weniger Bildungsstoffe von der Art, wie sie zur Hervorbringung von Spreitenblättern erforderlich sind, zugeführt werden. — Die Schwächung der Pflanze ist jedoch in dem Augenblick aufgehoben, wo die Pflanze anfängt, wieder höhere Blattformen zu bilden. Wie oben schon angedeutet wurde, verhalten sich die einzelnen Individuen verschieden; die widerstandsfähigeren werden natürlich schneller die Spreitenform erreichen als die weniger kräftigen, und die kräftigste Pflanze war diejenige, die von vornherein lediglich Spreitenblätter entwickelte. Der Umstand, dass auch diese schliesslich dem Beispiel der übrigen folgte, ist eine sekundäre Erscheinung, die, wie gesagt, auf später eintretende ungünstige Lebensbedingungen zurückzuführen ist.

Hat eine Pflanze sich einmal an die neuen Verhältnisse gewöhnt, so machen sich beim Zurückversetzen derselben ins Wasser wieder Schwächeerscheinungen durch Auftreten von Uebergangsformen geltend, wie folgender Versuch zeigt: Eine mehrere Monate alte Landpflanze

mit zehn Spreitenblättern wurde in ein Glasgefäss unter Wasser gesetzt. — Da die Pflanze hell beleuchtet und die Wassersäule nur 13 cm hoch war, darf ich wohl jede wirksame Minderung der Lichtintensität als ausgeschlossen annehmen. — Das zuletzt entwickelte Blatt erreichte durch Streckung seines Blattstiels die Oberfläche und wurde auf diese Weise zum Schwimmblatt, ebenso die beiden nächsten, während das dritte schon einen Rückschlag zum bandförmigen Wasserblatt zeigte. Die weiter folgenden Blätter waren schmale bandförmige Wasserblätter. — Weder das Uebergangsblatt, noch die Wasserblätter erreichten die Oberfläche und die alten Spreitenblätter gingen schon nach kurzer Zeit zu Grunde.

Dass eine Schwächung der Vegetation eine Rückkehr zur Primärblattform bedingen kann, darauf hat Goebel[1]) schon früher, anlässlich einiger Untersuchungen über Potamogetonarten, aufmerksam gemacht. Landpflanzen von Pot. natans ins Wasser gesetzt, verhielten sich genau wie meine Sagittaria natans.

Um den Beweis zu führen, dass es wirklich eine Organisationsschwächung war, welche die Pflanzen zur Bildung von Uebergangsblättern zwang, war es nothwendig, an gesunden kräftigen Pflanzen zu zeigen, dass durch bestimmte Eingriffe in ihre Lebensbedingungen diese Rückschlagsbildungen hervorgerufen werden können.

Zum Versuch wurden kräftigen, dem Landleben bereits angepassten, also mit Spreitenblättern versehenen Pflanzen sämmtliche Wurzeln abgeschnitten. Die Neubildung derselben war eine derartig kräftige, dass die Entwurzelung alle acht Tage wiederholt werden musste. — Im Uebrigen wurden die Pflanzen gut beleuchtet und auch weiterhin mit Nährlösung begossen. — Die schnelle Neubildung der Wurzeln schützte die Pflanzen vor dem Zugrundegehen; aber die Aufnahme anorganischer Nährsalze war doch eine so geringe, dass sie nicht genügte, die anfängliche Ueppigkeit im Wachsthum der Pflanzen zu erhalten. Was ich erwartete, trat ein, nämlich ein Rückschlag zur Primärblattform.

Bei Sistirung der Wurzelverstümmelung erholten sich die Pflanzen zusehends und im Verlauf von zwei bis drei Wochen war der frühere Zustand wieder hergestellt; es entwickelten sich in der Folge lediglich Spreitenblätter.

1) Goebel, Biol. Schild. II pag. 300. Abbild. pag. 299. Vergl. auch die neuerdings erschienene Abhandlung desselben Verf.: „Ueber Jugendformen von Pflanzen und deren künstliche Wiederhervorrufung", Sitzgber. der K. Bayer. Akad. der Wiss., Math.-phys. Klasse, Dec. 1896.

Denselben Effekt, wie mit dem Wurzelabschneiden, erzielte ich dadurch, dass ich Pflanzen in der bekannten Art als Wasserculturen in destillirtem Wasser zog, also ohne die Wurzeln zu verletzen. Anfangs kamen einige schon als solche angelegten Spreitenblätter zur Ausbildung, jedoch mit sehr reducirter Spreite; diesen folgten einige Uebergangsblätter und endlich Schmalblätter. — Ueberlässt man eine solche Pflanze ihrem Schicksal, geht sie natürlich aus Mangel an Nährstoffen zu Grunde; sie entwickelt sich hingegen wieder kräftig und bringt es abermals zur Spreitenblattbildung, wenn man das destillirte Wasser durch Nährlösung ersetzt. Ebenso blieben Pflanzen, die zur Controlle von Anfang an in Nährlösung cultivirt wurden, völlig ungeschwächt, so dass nur Spreitenblätter zur Ausbildung gelangten.

Weitere Versuche zeigen, dass bei dem Entwurzelungsverfahren eine Pflanze, die noch keine Spreitenblätter angelegt hat, auf dem Stadium ihrer Primärblattform erhalten werden kann. — Ich behandelte in dieser Weise sowohl Torf- als Wasserculturen mit gleichem Erfolge. Natürlich war es nicht zu vermeiden, dass unter Umständen bei den Culturen vereinzelt Blätter von der Form 2 in Fig. 1 auftraten. Denn, obwohl in der Entwurzelung möglichste Regelmässigkeit beobachtet wurde, ist doch die Wurzelneubildung bei den einzelnen Exemplaren keine gleichmässige; es steht eben auch hier die Quantität der Nahrungszufuhr in directem Verhältniss zur Form der sich entwickelnden Blätter.

Als Wasserculturen in destillirtem Wasser behandelte Pflanzen bildeten stets nur Bandblätter, so lange sie nicht aus Nahrungsmangel zu Grunde gingen.

In Nährlösung cultivirte Exemplare, denen die Wurzeln nicht abgeschnitten wurden, zeigten, wie zu erwarten war, dasselbe Verhalten wie die in Torf cultivirten Landpflanzen; auf die Bandblätter folgten Uebergangsformen und schliesslich Spreitenblätter.

Was nun die angestellten Versuche über Einwirkung des Lichtes auf die Blattgestaltung anbetrifft, so muss ich vorausschicken, dass ich hier anfangs mit einigen Schwierigkeiten zu kämpfen hatte, insofern als der richtige Grad der Lichtintensität erst nach langem Probiren ermittelt wurde. Dieser Umstand hatte zur Folge, dass meine Beobachtungen an nur wenigen Exemplaren gemacht werden konnten. — Resultate erzielte ich auf die Art, dass ich die Glasglocken, unter denen je eine Pflanze kultivirt wurde, mit einer schwarzen Pappbülse umgab, so dass das Licht nur von oben eindringen konnte. Bei stärkerer Beleuchtung trat keine Veränderung in der Form der

Blätter auf und bei noch grösserer Abschwächung des Lichtes gingen die Pflanzen zu Grunde. — Ich verwandte auch hier Wasser- und Torfculturen und zwar Pflanzen mit und ohne Spreitenblätter, ausserdem einige unter Wasser wachsende junge Pflanzen mit nur bandförmigen Wasserblättern.

Nach den Erfolgen, die Goebel schon früher[1]) durch Verdunkelung mit Sagittaria sagittaefolia und in neuerer Zeit durch geringe Lichtschwächung mit Campanula rotundifolia[2]) erzielte, unterlag es für mich keinem Zweifel, auch bei meiner für äussere Einflüsse so empfindlichen Sagittaria natans, Rückschlagsbildungen erzielen zu können.

Und in der That entwickelten die älteren, mit einigen Spreitenblättern versehenen Pflanzen anfangs drei bis vier bereits angelegte gestielte Spreitenblätter; diesen folgten zwei bis drei Uebergangsblätter und schliesslich bandförmige. Die Torf- und Wasserculturen (letztere natürlich in Nährlösung) verhielten sich gleich. — Die jüngeren Pflanzen, welche nur Bandblätter trugen, brachten unter denselben Bedingungen lediglich weitere bandförmige Blätter zur Entwickelung; ebenso reagirten die unter Wasser cultivirten Pflanzen, mit Ausnahme eines Falles, wo sich ein Uebergangsblatt niedrigsten Grades beobachten liess.

Diese Ergebnisse meiner Versuche veranlassten mich nun zu weiteren, leider aber erfolglosen Experimenten. — Der Gedanke lag ja nahe, dass durch Beeinträchtigung anderer, für die Existenz einer Pflanze nothwendigen Lebensbedingungen vielleicht dieselben Reactionen erfolgten. — So cultivirte ich einige Pflanzen bei sauerstoffarmer, sowie kohlensäurearmer Luft, wie gesagt, mit negativem Erfolg, den ich vorläufig allerdings noch irgend einem Fehler in der angewandten Methode zuschreibe. Ich schliesse das aus den anfänglichen Schwierigkeiten, die sich meinen Verdunkelungsversuchen entgegenstellten.

Bevor ich zur Erläuterung einiger Beobachtungen an anderen Pflanzen übergehe, möchte ich nur noch, mit Rücksicht auf die Fig. 3, auf die Knollenbildung der Sagittaria natans hinweisen. — Diese Knollen zeigten sich fast mit Regelmässigkeit an unterirdischen Ausläufern der als Landpflanzen cultivirten Exemplare, während ich sie an den unter gewöhnlichen Bedingungen im Wasser cultivirten Pflanzen

1) Biol. Schild. II pag. 294, 95.

2) Goebel, Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Gestaltung der Kakteen und anderer Pflanzen. Flora 1896 pag. 1 ff.

niemals beobachten konnte. Ebenso tritt keine Knollenbildung ein, wenn man die Ausläufer von Landpflanzen zwingt, über der Erde zu wachsen. Meine Bemühungen, durch Versuche hinter die Ursache dieser Erscheinung zu kommen, waren bisher erfolglos.[1])

Sagittaria chinensis Sims.

Von dieser Species standen mir vier Keimpflanzen zur Verfügung; dieselben haben ebenfalls schmale, bandförmige Primärblätter, entwickeln dann wie Sagittaria sagittaefolia Uebergangs- und schliesslich Pfeilblätter. Ich cultivirte diese Pflanze wie alle folgenden in seichtem Wasser, so dass die Blätter über dasselbe hervorragten. — Nach Ausbildung je eines Pfeilblattes wurden von zwei Exemplaren die Wurzeln abgeschnitten. Neubildung derselben erfolgte so schnell, dass von zwei zu zwei Tagen die Procedur wiederholt werden musste.

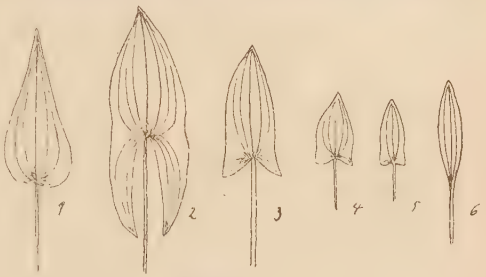

Fig. 4. Sagittaria chinensis, $^2/_3$.

Nach Verlauf von etwa zehn Tagen bemerkte ich ein Blatt, wie es 3 in Fig. 4 darstellt; es ist noch annähernd pfeilförmig, aber mit stark verkürzten Zipfeln. Blatt 4, 5, 6 zeigen, wie die Rückbildung weiter vor sich ging. — Wenn es mir bei dieser Pflanze auch unmöglich war, dieselbe vollkommen auf ihre Primär-

1) Anmerk. Ausserdem sei es mir an dieser Stelle noch gestattet, auf eine anatomische Eigenthümlichkeit der Wasserblätter von Sagittaria natans aufmerksam zu machen. Dieselben zeigen, wie auch andere von mir in dieser Hinsicht untersuchte Pflanzen, z. B. Heteranthera reniformis, H. zosterifolia, Sparganium simplex u. a. an ihrem Scheitel eine durch Zerstörung einiger Epidermiszellen hervorgerufene apicale Oeffnung, in welche der Mediannerv einmündet, so dass die Gefässe direct mit dem die Blätter umspülenden Wasser in Berührung kommen. Es scheint diese Merkwürdigkeit bei Wasserpflanzen nicht selten zu sein, denn schon Sauvageau (sur les feuilles de quelques Monocotylédones aquatiques, Ann. d. scienc. nat. Bot. Ser. VI, T. XIII, 1891, pag. 103 ff.) findet dieselbe Erscheinung an Blättern von Zostera, Phyllospadix, Halodule und Potamogetonarten und nimmt auf Grund von Experimenten einen directen Flüssigkeitsaustausch zwischen Pflanze und Medium an, nachdem er nachgewiesen hat, dass auch die Wasserpflanzen von einem Wasserstrom durchzogen werden, den er dem Transpirationsstrom der Landpflanzen an die Seite stellt. Inwieweit diese Annahmen Sauvageau's den thatsächlichen Verhältnissen entsprechen, muss ich dahingestellt sein lassen, da ich selbst seine Versuche nicht wiederholt habe und andere Angaben in der Litteratur über diesen Gegenstand meines Wissens fehlen.

blattform zurückzuführen, so ist ein Rückschlag zu derselben immerhin unverkennbar.

Die beiden anderen, nicht entwurzelten Exemplare bildeten nach Entwickelung des ersten Pfeilblattes auch fernerhin Pfeilblätter.

Eichhornia azurea Kth.

Eine Beobachtnng, die Goebel[1]) an alten, zur Ueberwinterung aufs Land gesetzten Pflanzen machte, bei denen sich Seitensprosse mit schmalen den Primärblättern ähnlichen bandförmigen Blättern entwickelten, liess es mir nicht zweifelhaft erscheinen, auch an den Keimpflanzen, die ihre Entwickelung mit Bandblättern beginnen und erst nach einer Anzahl von Uebergangsformen gestielte Blätter mit

Fig. 5. Eichhornia azurea, $^2/_3$.

annähernd umgekehrt herzförmigen Spreite hervorbringen, mit günstigem Erfolge operiren zu können.

In derselben Weise wie Sagittaria chinensis behandelt, also bei Cultur in ganz seichtem Wasser, bildeten sich an zwei Pflanzen, wenn auch erst nach ungefähr acht Wochen, Bandblätter, die einer Anzahl von Uebergangsformen folgten (vergl. Fig. 5). Ausserdem zeigten sich hier, wie bei den von Goebel beschriebenen Landpflanzen, Seitensprosse mit bandförmigen, den Primärblättern ähnlichen, schmalen Blättern.

Gegenüber der Sagittaria natans lässt die Eichhornia als Versuchsobject viel zu wünschen übrig; nicht allein deswegen, weil sie unter der andauernden Verstümmelung der Wurzeln, die wegen der raschen Neubildung anfangs alle zwei Tage wiederholt werden musste, sehr

1) Goebel, Biol. Schild. II, pag. 287.

zu leiden hatte, sondern auch durch die verhältnissmässig spät erfolgende Entwickelung der Bandblattform; ganz abgesehen von der Unmöglichkeit, die Keimpflanzen auf dem Lande zu cultiviren und der negativen Resultate bei Abschwächung des Lichtes. — Aber immerhin zeigen die zwei angeführten Beispiele, dass auch hier die Pflanze durch künstlich herbeigeführte Ernährungsstörungen veranlasst werden kann, die Schmalblätter zu bilden, nachdem bereits höher organisirte Blätter ausgebildet waren.

Heteranthera reniformis R. u. P.

war für Versuchszwecke noch weniger geeignet, als die Eichhornia azurea, eine Thatsache, die mich umsomehr überraschte, als Goebel[1]) in einem Falle Rückschlagsbildungen hervorgerufen hat, deren Ursache allerdings nicht mit Sicherheit hat nachgewiesen werden können. — Es gelang mir weder durch Abschneiden der Wurzeln, noch durch Verdunkelung den gewünschten Erfolg zu erzielen, insofern wenigstens, als sich am Hauptspross kein Rückschlag in der Blattbildung bemerken liess.

Fig. 6. Heteranthera reniformis, $^2/_3$.

Dagegen konnte ich auch hier Seitensprosse mit Schmalblättern beobachten, welchen, wie denen der Keimpflanzen Uebergangsblätter und später gestielte Spreitenblätter folgten (vergl. Fig. 6).

Hydrocleis nymphoides Buchenau.

Zu Versuchen mit dieser Pflanze führte mich, obwohl ich keine Keimpflanzen besass, folgende Beobachtung: In den Gewächshäusern wird die Hydrocleis durch Stecklinge vermehrt, welche nach ihrer Bewurzelung sofort gestielte Spreitenblätter entwickeln. Zu Anfang des Frühlings jedoch fielen einige Pflanzen durch den Besitz einer Anzahl von Schmalblättern und einiger gestielten Blätter mit verschmälerter Spreite auf (vergl. Fig. 7). Bei näherer Untersuchung zeigte sich, dass die Mehrzahl der Wurzeln dieser Pflanzen völlig abgefault waren, offenbar die Veranlassung der Rückbildung. — Die auf der Figur abgebildeten vier Spreitenblätter sind jünger als die

1) Goebel, Ueber Einfluss des Lichtes u. s. w., Flora 1896 pag. 9.

Schmalblätter und haben sich erst nach Neubildung der Wurzeln entwickelt.

Dass wir es hier mit einem Rückschlage zur Primärblattform zu thun haben, geht ohne Zweifel aus den Angaben von A. Ernst[1]) hervor, der die Keimpflanzen der Hydrocleis beschreibt: „Jede Pflanze hat sechs Primordialblätter, die aus kurzer, blattstielartiger Basis nach

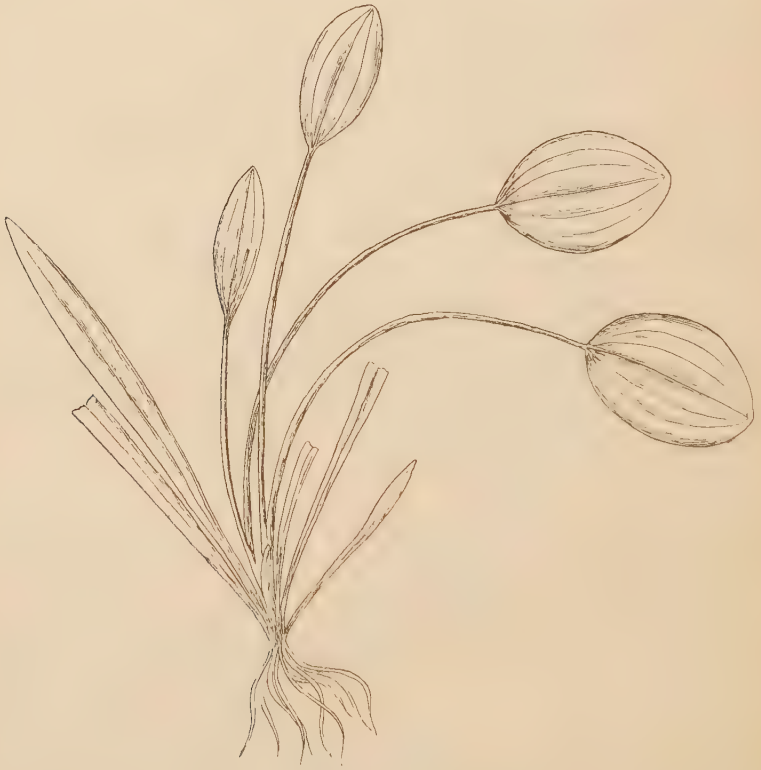

Fig. 7. Hydrocleis nymphoides, $^2/_3$.

und nach sich verbreiternd von riemenförmiger Gestalt sind"; „die Spitze ist stumpf abgerundet".

Ernst beobachtet dann nach Entstehung des ersten Schwimmblattes mit sehr kleiner Spreite, wie die folgenden Blätter allmählich an Grösse zunehmen, bis das Blatt „seine volle Grösse und Entwickelung" erreicht hat.

1) Vergl. A. Ernst, Ueber Stufengang und Entwickelung der Blätter von Hydrocleis nymphoides Buchenau (Limnocharis Humboldtii, C. L. Richard), Bot. Zeitung 1872, pag. 518.

Um Rückschlagsblätter künstlich hervorzurufen, behandelte ich eine Anzahl Stecklinge in gleicher Weise, wie die vorherigen Pflanzen.

Die Wurzelbildung war hier aber so intensiv und das Wachsthum der Pflanzen dabei ein derart kräftiges, dass ich vergeblich auf Rückbildung der Blätter wartete. — Ebenso resultatlos verliefen Versuche, die ich an Landpflanzen dieser Species anstellte; auch hier bildeten sich nur gestielte Spreitenblätter, wenn auch zuweilen mit verschmälerter Lamina. — Verdunkelungsversuche an Wasser- und Landpflanzen lieferten ebenfalls nur negative Resultate.

Hingegen erzielte ich die gewünschte Reaction mit Pflanzen, die in reinem Quarzsand unter Wasser cultivirt wurden, denen also, mit Ausnahme der wenigen im Brunnenwasser gelösten Salze, jegliche

Fig. 8. Hydrocleis nymphoides, $^2/_3$.

anorganische Nahrung fehlte. Wie Fig. 8 zeigt, tritt nach Ausbildung einiger Schwimmblätter (1) beim nächsten Blatt (2) eine bedeutende Spreitenverschmälerung ein, und die annähernd lanzettliche Spreite ist schon nicht mehr, wie dies bei den vollkommenen Schwimmblättern der Fall ist, scharf gegen den Blattstiel abgesetzt. Blatt 3 ist ein richtiges Uebergangsblatt und bei 4 sehen wir die Pflanze, nachdem die Schwimmblätter im Laufe der Zeit zu Grunde gegangen sind, nur noch mit Blättern ausgerüstet, die den riemenförmigen Primärblättern gleichen.

Es zeigen diese wenigen Versuche, wenn auch bei den vier zuletzt besprochenen Pflanzen im Vergleich zur Sagittaria natans das Resultat ein nicht so befriedigendes war, dass es möglich ist, Pflanzen, deren Jugendblätter einfacher gestaltet sind als die später folgenden Blätter, auf ihre Primärblattform zurückzuführen; oder, wie der Versuch mit Sagittaria natans zeigt, die Pflanze auf dem Stadium ihrer Jugendblattform zu erhalten, und zwar durch äussere Einwirk-

ungen: einmal durch verminderte Lichtintensität, andererseits durch Entziehung von Nährsalzen.

Es ist damit ein weiterer Beweis geliefert, dass die Form der aufeinanderfolgenden Blätter nicht von vornherein bestimmt war, sondern davon abhängt, unter welchen Bedingungen eine Pflanze wächst. Und es ist ferner unrichtig, anzunehmen, dass z. B. einer Tiefwasserform, die infolge von Lichtmangel nicht im Stande war, die für die Bildung höherer Blätter nöthigen Stoffe zu assimiliren, die Fähigkeit, letztere überhaupt zu bilden, verloren gegangen sei.

Mithin liegt also kein Grund vor, eine derartig modificierte Form als Species oder auch nur Varietät abzutrennen. — Wir haben es hier nicht mit Formen zu thun, die als solche, durch Anpassung an bestimmte Verhältnisse, erblich fixirt sind, sondern mit Erscheinungen, die Sachs als Mechanomorphosen bezeichnet.

II.

Weddellina squamulosa Tul.

Unter allen bisher beschriebenen Arten der merkwürdigen Familie der Podostemaceen nimmt die Weddellina squamulosa durch ihren eigenartigen Bau und ihren abweichenden Habitus eine Sonderstellung ein.

Das von mir untersuchte Material, welches mir Herr Professor Dr. Goebel in bereitwilligster Weise zur Verfügung stellte, stammt aus den Katarakten des Mazaruni in British Guyana.

Die Litteraturangaben über die Weddellina sind sehr spärliche und beschränken sich mit Ausnahme der Tulasne'schen Podostemaceenmonographie und der Goebel'schen Angaben in den Biologischen Schilderungen, im Wesentlichen auf Erörterungen der Blüthenverhältnisse.

Was die Auffassung von dem morphologischen Werth der einzelnen Organe anbelangt, so hat Goebel[1]) schon darauf hingewiesen, dass die von Tulasne als „Rhizome" beschriebenen Gebilde Wurzeln, die „zahnförmigen Blätter" an demselben Hapteren und die „verästelten Blätter" sterile Sprosse sind.

Ich will nun im Folgenden versuchen, an der Hand einiger Abbildungen den Bau dieser sonderbaren Pflanze etwas näher zu erörtern.

1) Goebel, Biol. Schild. II pag. 349.

Die Wurzel.

Die ungefähr 1 mm breiten und $^1/_2$ mm hohen, chlorophyllhaltigen Wurzeln kriechen in allen Richtungen über ihre meist aus Steinen bestehende Unterlage und bilden zuweilen ein dichtes Geflecht auf derselben; ihr Wachsthum ist ein unbegrenztes, wodurch sie im Allgemeinen eine erhebliche Länge erreichen. Infolge dessen habe ich an meinem Material nur wenige Wurzelspitzen gefunden und konnte nur in einem einzigen Fall eine deutliche Wurzelhaube nachweisen. — Die Wurzeln sind dorsiventral gebaut, liegen mit ihrer flachgedrückten Unterseite dem Substrat dicht auf und sind auf demselben durch Wurzelhaare und Hapteren befestigt.

Ueber die Abplattung an der Unterseite bemerkt Goebel[1]): „Sie ist wohl darauf zurückzuführen, dass die Wurzeln durch negativen Heliotropismus dem Substrat angepresst werden und dadurch sich abflachen."

Die Wurzelhaare entstehen an der Unterseite der Wurzel aus je einer Epidermiszelle; sie sind anfangs an ihrer Spitze kegelförmig abgerundet und ihre Länge richtet sich nach der Entfernung der Wurzel von der Unterlage. — Haben die Wurzelhaare das Substrat erreicht, so platten sie sich in der Regel fussförmig ab, schmiegen sich allen Unebenheiten desselben vollkommen an und scheiden eine schwarzbraune Masse, mit der sie meist ganz gefüllt sind, zu ihrer Befestigung ab. Warming[2]) bezeichnet diese Masse bei Podostemaceen mit der Weddellina ähnlichen Wurzeln als „Kitt". Die Haare, die dicht neben einander stehen und vielfach verzweigt sind, sind derartig mit einander verflochten, dass sie auf dem Querschnitt ein Scheinparenchym bilden.

Die Hapteren entstehen exogen an den Flanken der Wurzel. Wie die Wurzelhaare sind auch diese anfangs an der Spitze abgerundet und auch ihre Länge richtet sich nach der Entfernung von der Unterlage. Wenn sie das Substrat erreicht haben, platten sie sich ebenfalls fussförmig oder haftscheibenartig ab unter Absonderung des braunen Kittes. — Sie erreichen zuweilen eine Länge von mehreren Millimetern und stehen selten einzeln, sondern meist dicht gedrängt in Reihen, wie bei der von Warming[3]) beschriebenen Dicraea elongata. Sie sind an ihrer Basis mit einander verwachsen, während

1) Goebel, Biol. Schild. II pag. 351.

2) Warming, Familien Podostemaceae, Vidensk. Selsk. skr. 6. Raekke, naturvidenskabelig og mathematisk Afd. II, 1. (Förste Afh.)

3) Warming, a. a. O. Afh. II.

ihre mehr oder weniger verzweigten Spitzen isolirt stehen. Wurzelhaare fand ich an den Hapteren niemals.

Der Querschnitt durch die Wurzel ist infolge der Abplattung der Unterseite annähernd halbkreisförmig und in seinen peripherischen Theilen, insbesondere an der Oberseite mit einem Kieselsäurepanzer ausgerüstet, der in der Fig. 9 durch Punktirung angedeutet ist.

Die Oberhautzellen der Oberseite sind sämmtlich verkieselt, die der Unterseite mit Ausnahme derjenigen, aus denen sich die Wurzelhaare entwickeln. — Von oben gesehen, zeigen die Oberhautzellen im Wesentlichen rechteckige Form, die mit ihren etwas gewellten Wänden lückenlos an einander schliessen.

Unter der Oberhaut liegen zwei bis drei Reihen von Zellen mit verdickten Wänden, die ungefähr doppelt so lang als die Epidermis-

Fig. 9. Querschnitt durch die Wurzel, *S* Sekretbehälter.

zellen sind; an der Rückenseite der Wurzel sind auch diese zum grössten Theil mit Kiesel gefüllt. — Hieran schliesst sich das aus isodiametrischem Parenchym bestehende, dicht mit Stärke vollgepfropfte Grundgewebe, dessen Zellen nach dem Centralcylinder zu an Grösse abnehmen.

Die Epidermiszellen der Hapteren bilden die directe Fortsetzung derjenigen der Wurzel, enthalten jedoch weniger Kieselzellen. — An der Basis der Hapteren, oben und unten, liegt ein Complex von kleinen Zellen mit stark verdickten, braun gefärbten Wänden, die den Abschluss der subepidermalen Zellschichten der Wurzeln bilden.

Die Zellen des inneren Hapterengewebes sind ziemlich langgestreckt im Vergleich zu denen des Grundgewebes der Wurzeln und enthalten vereinzelt Kieselkörper.

Alle Zellwände bestehen aus reiner Cellulose und lassen eine deutliche Mittellamelle erkennen. — Die annähernd eiförmigen Stärkekörner erreichen einen Längsdurchmesser von 10 μ, zeigen bei Wasserverlust einen Riss in der Richtung der Längsachse und lassen eine concentrische Schichtung erkennen.

Der centrale Gefässbündelcylinder (Fig. 10) liegt ein wenig näher der Bauchseite, da diese ja abgeplattet ist; eine Endodermis mit Sicherheit nachzuweisen, ist mir trotz aller Bemühungen nicht gelungen, obwohl die Zellschicht um den Centralcylinder durch ihre Regelmässigkeit und kleine Verdickungen an den Radialwänden vieler Zellen an die Endodermiszellen anderer Pflanzen erinnerten. Dagegen befinden sich sowohl an der Rücken- als auch an der Bauchseite je eine Gruppe von collenchymatisch verdickten Zellen zum Schutze der Siebröhren.

Das Gefässbündel ist als diarches zu bezeichnen; die ring- oder spiralförmig verdickten Tracheiden liegen in der Lateralebene, anfangs in zwei Gruppen getrennt, die später an einander stossen, während der Phloemtheil die Bauch- und Rückenseite ausfüllt.

In letzterem sind deutlich ziemlich dickwandige Siebröhren mit weitem Lumen und grossen Siebplatten, sowie kleinere Geleitzellen zu erkennen. — Der übrige Theil des Centralcylinders ist mit dünnwandigem parenchymatischem Verbindungsgewebe ausgefüllt.

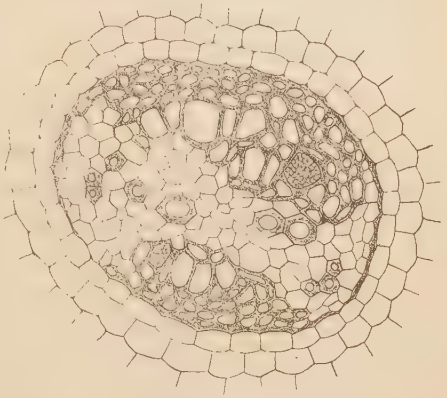

Fig. 10. Querschnitt durch den Gefässbündelcylinder der Wurzel, 200/1.

Im Grundgewebe der Wurzel liegen in regelmässiger Anordnung vertheilt kleine langgestreckte intercellulare Räume, die mit einem einschichtigen Epithel ausgekleidet sind (vergl. Fig. 9); sie ähneln auf dem Querschnitt den Harzgängen in einer Pinusnadel. Möglicherweise haben wir es hier mit irgend welchen Sekretbehältern zu thun, die ja auch bei anderen Podostemaceen, z. B. bei Rhyncholacis, vorkommen; einen Inhalt habe ich in dem von mir untersuchten Alkoholmaterial nicht gefunden, da ein solcher, wenn ursprünglich vorhanden, im Alkohol jedenfalls gelöst war.

Ueber die Assimilationsthätigkeit der Wurzeln bemerkt Goebel[1]), dass dieselbe wohl weniger für die Ernährung des Sprosses selbst in Betracht kommt, als vielmehr für die Anlagen der Adventivsprosse, die an den Wurzeln entspringen. Dasselbe dürfte auch von den im Parenchym der Wurzeln aufgespeicherten Stärkekörnern gelten, denen

1) Goebel, Biol. Schild. pag. 351.

Es erinnern diese sonderbaren Grössenverhältnisse in der Verzweigung an die Anordnung der Wurzelsprosse der von Warming[1]) beschriebenen Dicraea elongata; hier wie dort hat es den Anschein, als würden die Zweige in absteigender Reihenfolge angelegt, was

Fig. 12. Seitenspross, 10/1.

Fig. 13. Seitenspross, 35/1.

aber, wie die Entwickelungsgeschichte zeigt, nicht der Fall ist. Indessen ist es äusserst schwer zu entscheiden, ob nicht einzelne Zweigchen durch intercalares Wachsthum eingeschoben werden; denn an den jungen Sprossanlagen waren oft erst winzige Höcker zu be-

1) Warming, a. a. O. Afh. II Taf. X.

merken, die gegen die Spitze ihrer Entstehungsachse an Grösse und Differenzirung zunahmen. Wir finden hier bei den jungen Anlagen wiederum dieselben Grössenunterschiede, wie an den älteren Sprossen. — Aber nicht nur die Sprossanlagen, sondern auch die Anlagen der Schuppenblätter am Hauptspross würden dann intercalar entstehen müssen, da dieselben, was ihre Entwickelungsstufen anbetrifft, mit den betreffenden Seitensprossanlagen gleichen Schritt halten; es wäre das für vegetative Organe ein immerhin aussergewöhnlicher Fall. — Mir scheint es wahrscheinlicher, dass wir es bei der ungleichmässigen Entwickelung der Seitensprosse mit einer schon in sehr frühem Entwickelungsstadium beginnenden Hemmung im Wachsthum zu thun haben. Die Ursache hierfür ist vielleicht bei der grossen Zahl von Seitensprossen in den Raumverhältnissen zu suchen; denn am auffallendsten sind die Abstufungen in der Grösse der Zweigchen an den mittleren Theilen eines Sprosses, wo die kräftigsten grösseren Seitenzweige stehen. Die Grösse der kleineren Zweigchen nimmt stets mit der Divergenz zwischen Haupt- und Seitenspross zu, so dass der ganze Raum zwischen diesen beiden vollkommen mit den Kiemenbüscheln ausgefüllt ist, während an den Spitzen der Sprosse, wo freier Raum zur Entfaltung genügend vorhanden ist, die Grössenunterschiede verschwinden.

Ob unter Umständen das gehemmte Wachsthum der Zweigchen wieder aufgenommen werden kann, muss ich dahin gestellt sein lassen; es ist dies aber nicht unwahrscheinlich, da die Vegetationsspitzen völlig gesund erscheinen und die Möglichkeit ist nicht ausgeschlossen, dass bei Verlust einer grösseren Anzahl von Kiemenbüscheln, der bei der Zartheit dieser Gebilde und in Anbetracht des Standortes der Pflanze leicht denkbar ist, die übrig bleibenden Organe einen Antrieb zur Weiterentwickelung erhalten.

Was die Werthigkeit der kleinen Zweigchen anbelangt, so darf ich sie wohl angesichts ihres allmählichen Ueberganges in die grösseren Zweige und der gleichen zweizeiligen Stellung den letzteren als homolog an die Seite stellen.

Die schuppenartigen, gefässbündellosen Blätter, mit denen der Spross dicht besetzt ist, enthalten Chlorophyll und Stärkekörner, welch letztere bedeutend kleiner sind als diejenigen der Wurzel und keine Schichtung erkennen lassen. — Spaltöffnungen fehlen vollständig.

Die Form der Schuppenblätter ist eine äusserst mannigfaltige; an den älteren Theilen des Sprosses mehr breit als lang und ganzrandig, werden sie, je höher man am Spross hinaufgeht, gezähnt und

schliesslich tief eingeschnitten, um an den jüngsten Sprosstheilen sich wieder allmählich zu vereinfachen. — Alle diese Schuppenblätter sind reich an Kieselsäure, die hier, wie an den Wurzeln, das ganze Zellinnere erfüllen.

Was die Stellung der Schuppenblätter am Spross anbetrifft, so vermochte ich dieselbe auf keine Weise in der üblichen Art zu schematisiren; jedoch an jungen, noch in der ersten Entwickelung begriffenen Sprossen kann man beobachten, dass die Seitensprossanlagen durch je ein Blatt auf jeder Seite geschützt werden, indem

Fig. 14. Seitenspross in Entwickelung, 10/1.

die Anlagen von den Blättern zum grossen Theil verdeckt werden. Diese Blätter sind jedoch nicht auf gleicher Höhe inserirt.

Bemerkenswerth ist, dass die Seitensprosse niemals in den Achseln irgend eines Blattes entstehen, sondern stets seitlich und oberhalb der Insertionsstelle eines Blattes.

Figur 14 zeigt einen grösseren Seitenspross in ziemlich jungem Entwickelungszustand. Er ist dicht mit Schuppen besetzt und birgt unter denselben die Anlagen seiner jungen Seitenzweige. Hier, wo die Schuppenblätter dicht an einander gestellt sind und zum grossen Theil dachziegelig über einander greifen, erkennt man ohne Weiteres ihre Bedeutung als Schutzorgane für die darunter liegenden Anlagen,

ganz abgesehen von ihrer Wichtigkeit als Assimilationsorgane. Der Schutz für die jungen Sprosse wird noch dadurch vermehrt, dass die Blätter, wie erwähnt, kieselhaltig sind.

Die Schuppenblätter sind nicht alle gleich gross, und theils ganzrandig, theils ausgezackt. Die grössten derselben stehen über den Insertionsstellen der stärkeren Seitensprosse, während die kleineren, einfacher gebauten die basalen Partien des Sprosses bedecken und unregelmässig zwischen den grösseren eingestreut sind.

Bereits erwähnt wurde, dass an jungen Zweigen die Schuppenblätter sich wieder vereinfachen und schmäler werden, dagegen bleibt der Kieselgehalt bestehen. — Diese schmalen Schuppenblätter bilden nun den Uebergang zu den Kiemenblättern.

Mit diesem Namen bezeichne ich jene cylindrischen Zellkörper, die in ihrer Gesammtheit mit ihrer Abstammungsachse die Kiemenbüschel repräsentiren.

Der allmähliche Uebergang zu den Schuppenblättern an den schwächeren Zweigen und ihre analoge Entstehung am Vegetationspunkt derselben lassen eine Gleichwerthigkeit mit den Schuppenblättern nicht zweifelhaft erscheinen.

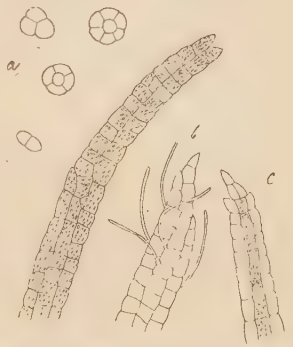

Fig. 15. Kiemenblätter, 150/1.

Kieselkörper, sowie Spaltöffnungen fehlen diesen Organen vollständig; dagegen enthalten die Zellen reichlich Chlorophyll und Stärke; im Inneren eines solchen cylindrischen Kiemenblattes erstreckt sich fast in ganzer Längenausdehnung ein Hohlcylinder, um welchen die Zellen in regelmässiger Anordnung, und eine Schicht darstellend, aufgebaut sind (Fig. 15); bei *a* sind einige Querschnitte abgebildet, die zwei- und dreizelligen stammen aus der Blattspitze oberhalb des Hohlraumes.

Dieser Hohlraum scheint cellulären Ursprungs zu sein; ob durch Auflösung mehrerer Zellen entstanden, oder durch Streckung einer einzelnen, vermochte ich nicht mit Bestimmtheit zu entscheiden. An Längsschnitten durch noch ganz junge Blättchen konnte ich an Stelle des Hohlraumes eine grössere langgestreckte, mit Protoplasma und einem unverhältnissmässig grossen Kern versehene Zelle beobachten.

Zuweilen fand ich den Hohlcylinder ausgefüllt mit einer bräunlichen körnigen Masse, die sich indifferent gegen jegliches Lösungsmittel oder sonstige Reagentien verhielt (Fig. 15, *c*).

Ueber die Entwickelung der Kiemenblätter ist zu bemerken, dass ihre Entstehung eine ungleichmässige ist. Die Primordien an der äusseren Seite des Vegetationspunktes sind zahlreicher und werden zuerst angelegt und haben sich meist schon vollkommen zu Blättern entwickelt, wenn die der Innenseite erst in der Bildung begriffen sind. Hierdurch kommt eine Dorsiventralität zu Stande, die später, nach völliger Ausbildung der Blätter eine weniger auffallende wird (Fig. 16).

Was den Namen „Kiemenbüschel" anbetrifft, so wurde derselbe von Goebel für büschelig gestellte, mit kleinen Haaren versehene, Emergenzen an Oenoneblättern mit Rücksicht auf ihre physiologische Bedeutung gewählt, die derjenigen der feinzertheilten Blätter vieler Wasserpflanzen entspricht, „denn es kommt bei einer Wasserpflanze offenbar darauf an, nicht nur eine möglichst grosse Blattfläche zu entwickeln, sondern die Blattsubstanz möglichst mit dem Wasser in Berührung zu bringen, um die darin absorbirten Gase aufnehmen zu können." (Biol. Schild. pag. 348.) Der Kürze halber habe ich für die „an die Kiemenbüschel der Oenonearten erinnernden Organe" den Ausdruck Kiemenbüschel bei der Weddellina beibehalten, da ihnen ohne Zweifel dieselbe Function zufällt, wie den Oenonekiemenbüscheln oder den fein zertheilten Blättern sonstiger Wasserpflanzen. — Eine grössere Oberflächenentwickelung wird bei der Weddellina noch dadurch erreicht, dass an den Kiemenblättern einzelne Zellen zu Haaren anwachsen, die sehr schwer, nur bei Anwendung von Farbstoffen, zu erkennen sind (vergl. Fig. 15, *b*).

Fig. 16. Kiemenbüschel in Entwickelung, 150/1.

Das Grundgewebe des Sprosses besteht aus ziemlich grossen isodiametrischen Zellen und enthält keine Intercellularräume. Die stärksten Sprosse der mir vorliegenden Exemplare hatten einen Durchmesser von ungefähr $^1/_2$ cm.

Unter der dünnen braunen Cuticula liegt eine Verdickungsschicht der Epidermis, die durch Chlorzinkjodlösung nicht gebläut wird und sich als Mittellamelle in den Zellwänden fortsetzt.

Der Gefässbündelverlauf schliesst sich dem bei De Bary unter VI (Phanerogamen mit axilem Strang) aufgeführten an und zwar denen der zweiten Kategorie, „welche stammeigen sind, mit dem Stammende acropetal fortwachsen", wie bei Myriophyllum u. a.; nur mit dem Unterschiede, dass die seitlichen Abzweigungen des centralen Bündels sich nicht in die Blätter fortsetzen, sondern in die grösseren

Seitensprosse; die kleineren sind gefässbündellos. Und zwar ist zu bemerken, dass die Abzweigung desjenigen Seitenstranges, der bestimmt ist, sich in einem Seitenspross fortzusetzen, schon an der Stelle beginnt, wo der nächst tiefere gefässbündeltragende Seitenspross inserirt ist. Der Seitenfibrovasalstrang läuft nun neben dem axilen Strang her bis zu seinem Eintritt in den für ihn bestimmten Seitenspross, so dass auf einem Querschnitt durch den Spross immer zwei von einander getrennte Gefässbündelstränge getroffen werden.

Der axile Gefässbündelstrang, der in den wenigsten Fällen genau central verläuft, ist gegen das Grundgewebe durch einen ungleichmässigen Ring von collenchymatischem Gewebe abgegrenzt. Innerhalb dieses Collenchymringes liegen Siebröhren und Gefässe anfangs in collateraler Anordnung, die an älteren Sprossen zu einer concentrischen auswächst, so dass der Siebtheil den Xylemtheil umgibt. Die Siebröhren sind hier, wie bei der Wurzel, zahlreich und weitlumig; auch die spiralig verdickten Gefässe sind in grosser Anzahl vertreten. Dieselben werden in älteren Sprossen zum Theil resorbirt, so dass intercellulare Räume entstehen, wie es auch schon von Tulasne[1]) an anderen Podostemaceen beobachtet wurde.

Ein Cambium fehlt vollständig, infolge dessen auch ein normales secundäres Dickenwachsthum. Dagegen bemerkte ich an den basalen Theilen alter Sprosse eine secundäre Verdickung im Grundgewebe. Ein Querschnitt durch einen derartigen Spross zeigt ein vollkommen anderes Bild, als ein etwas höher geführter Schnitt (Fig. 17, 18). Die isodiametrischen Zellen sind durch tangentiale Wände fast bis gegen den Gefässbündelcylinder hin ein- oder mehrfach getheilt. Die Folge dieses Theilungsvorganges war ein unregelmässiges Zerreissen der Epidermis. Indessen war von Korkbildung nichts zu bemerken.

Wie die sterilen Sprosse entstehen auch die Blüthensprosse endogen an den Flanken der Wurzel. Sie sind bedeutend kürzer als die vegetativen Sprosse, mit braunen, scheidenartig den Spross umfassenden Schuppen besetzt und unverzweigt. Jeder Spross schliesst mit einer terminalen Blüthe ab (vergl. Tulasne's Monogr. Abbild.). Mir standen an meinem Material nur Knospen zur Verfügung mit sehr kurzem Stiel. Sie waren dicht besetzt mit braunen, gefässbündellosen Schuppen, die offenbar denen der sterilen Sprosse homolog sind (vergl. darüber Goebel, Biol. Schild. pag. 380).

1) Tulasne, Podostemacearum Monographia (Archives du Muséum d'histoire naturelle. Tome VI, 1852).

Die fünf unverwachsenen, in $^2/_5$ Deckung liegenden Perigonblätter sind auf einem Querschnitt durch die Knospe[1]) leicht kenntlich an je einem Gefässbündel, das den Deckschuppen fehlt. — Ueber die Zahl der Staubblätter fand ich verschiedene Angaben; es scheint demnach dieselbe eine recht schwankende zu sein. Tulasne[2]) gibt 6—10 an, Goebel[3]) hat stets mehr gefunden, Bentham and Hooker[4]) sowie Weddell sprechen von 5—25. — In den wenigen von mir untersuchten Knospen fand ich 20 oder 25.

Der Fruchtknoten ist zweifächerig und oberständig. An den Wurzeln sieht man ausser den Sprossen und Knospen der Blüthensprosse wenige Centimeter lange dünne Stiele entspringen; es sind

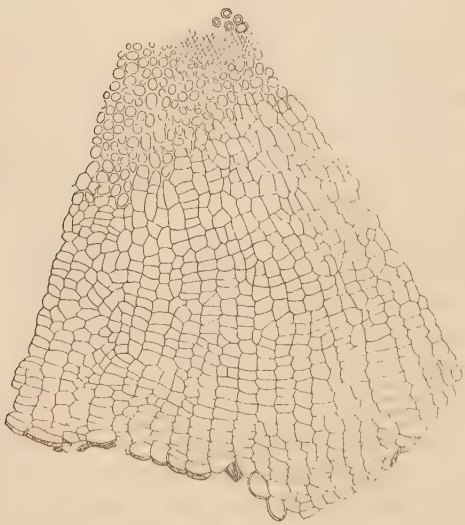

Fig. 17. Querschnitt durch den Spross; secundäre Zelltheilung, 50/1.

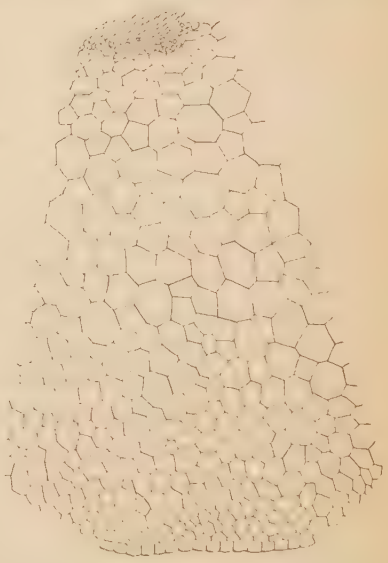

Fig. 18. Querschnitt durch den Spross, 50/1.

dies jedenfalls Blüthensprosse, von denen die äusseren weicheren Partien und der Gefässbündelstrang verschwunden sind; nur ein Cylinder von sklerenchymatisch verdickten Zellen, wie ich sie im sterilen Sprosse nicht gefunden habe, ist stehen geblieben. — Analoge Erscheinungen findet man bei Rhynchotacis und anderen Podostemaceen.

1) Goebel, Biol. Schild. pag. 379, Abbild.
2) a. a. O. pag. 196.
3) Biol. Schild. pag. 379.
4) Benth. and Hooker, gen. plant.

Es kommt zuweilen vor, dass Sprosse, die ursprünglich als Blüthensprosse angelegt waren, sich nicht als solche entwickeln, sondern zu sterilen werden. Sie unterscheiden sich von den übrigen vegetativen Sprossen durch die grossen, nur den Blüthensprossen zukommenden basalen Deckschuppen, die den Stengel scheidenartig umfassen (vergl. dazu Goebel, Biol. Schild. pag. 380).

Die Kieselbildungen spielen bei der Weddellina, wie bei den meisten Podostemaceen eine hervorragende Rolle im anatomischen Aufbau der Pflanze. Warming[1]), Cario[2]), Goebel[3]) und Kohl[4]) haben in mehr oder weniger eingehender Weise über Gestalt, Bildung und biologische Bedeutung dieser Kieselkörper berichtet.

Charakteristisch für diese Kieselbildungen ist der Umstand, dass sie im fertigen Zustand das Innere der ganzen Zelle, welche dieselben producirt, ausfüllen, wodurch ihre Form von vornherein im Wesentlichen bestimmt wird, soweit nicht durch irgend welche Inhaltskörper der Zelle dieselben gewissen Modificationen unterworfen sind.

Wie weit der Zellinhalt auf die Gestalt eines Kieselkörpers von Einfluss sein kann, geht aus Kohl's Untersuchungen hervor, der sogar dem Zellkern eine nicht unwesentliche Rolle bei der Gestaltung zuschreibt; ich habe bei der Weddellina zwar in den Randzellen der Schuppenblätter Körper mit einem einzigen kleinen halbkugeligen Hohlraum am Rande gefunden, der vielleicht durch den Kern bedingt sein mochte, da andere Inhaltskörper, wie z. B. Stärke, nicht vorhanden waren. Einen Kern jedoch nachzuweisen, gelang mir niemals, so dass ich nicht zu entscheiden vermag, ob ein so zarter Körper, wie der Zellkern, hier die Ursache der Unregelmässigkeit war. — Dass hingegen die Stärkekörner von Einfluss auf die Gestaltung der Kieselkörper sein können und zwar in nicht geringem Maasse, zeigen die höckerigen, unregelmässig geformten Körper in manchen Zellen der Schuppenblätter.

Im Uebrigen kommen wie bei anderen Podostemaceen theils glasklare, homogene Gebilde vor, wie z. B. in den Randzellen der Blätter, theils solche mit einem porösen Inhalt, wie z. B. in den Zellen der Wurzel (Fig. 19) und ein grosser an beiden Seiten zuge-

---

1) Warming, Famil. Podostemac.

2) Cario, Anatom. Untersuchung. von Tristicha hypnoides Spr. (Bot. Ztg. 1881, J. 39 pag. 28 ff.)

3) Goebel, Biol. Schild.

4) Kohl, Untersuchungen über Kalksalze und Kieselsäure, Marburg 1889, pag. 249 ff.

spitzter Kieselkörper an den Blattspitzen. Die eine Hälfte des letzteren ragt frei hervor, während die andere in das Gewebe eingesenkt ist (Fig. 20).

Dieser Körper ist leicht mechanisch zu entfernen und fehlt in der That den meisten älteren Schuppenblättern. — Interessant ist die Art, wie dieser Körper nach aussen befördert wird; denn nicht von Anfang an liegt die Zelle, die diesen Körper producirt, an der Oberfläche, sondern sie ist ursprünglich von anderen Zellen umgeben, welche, nachdem auch deren Inhalt verkieselt worden ist, abfallen, und so die eine Hälfte des spitzen Körpers freigeben. (Die ursprüngliche Anordnung der Zellen ist in der Fig. 20 durch punktirte Linien angedeutet.)

Fig. 19. Epidermiszellen der Wurzeln mit Kieselkörpern, 150/1.

Verkieselte Membranen habe ich nie gefunden, so dass nach kurzer Behandlung mit Chromsäure sämmtliche organische Substanz zerstört wurde und nur die isolirten Kieselkörper zurückblieben.

Die Entwickelung der Kieselbildungen beginnt nach meinen Untersuchungen schon in der frühesten Jugend der betreffenden Organe. Ihre Entstehungsweise zu beobachten, ist mir indes nur zum Theil gelungen. — Wie Warming für andere Podostemaceenarten angibt, fand ich auch hier Zellen, die noch nicht vollständig verkieselt waren, in denen erst in der Mitte sich ein Kieselkörper bemerkbar machte, der sich später, wie andere Zellen zeigen, vergrössert und das ganze Zellinnere ausfüllt. Andrerseits machten manche Zellen, die viel Stärke enthielten, wie die der Blätter, den Eindruck, als wenn die Verkieselung eine plötzliche sei. Ich fand wiederholt Zellen, an denen es ohne Anwendung von Reagentien unmöglich zu entscheiden war, ob eine Verkieselung schon eingetreten oder nicht, denn die Form der Stärkekörner war deutlich sichtbar und erst die Erfolglosigkeit der Jodbehandlung zeigte, dass in einigen Fällen schon eine Verkieselung eingetreten war. Es stimmen diese Beobachtungen mit Kohl's [1]) Angaben über die Kieselkörper bei Kentia Forsteriana überein und es bleibt noch zu entscheiden, ob die Stärke als solche in der Kieselmasse eingeschlossen ist oder nicht. Es gelang mir aber auf keine Weise, nach Auflösung

Fig. 20. Spitze eines Schuppenblattes, 50/1.

1) a. a. O. pag. 256.

der Kieselsäure mittels Flusssäure, noch Stärke nachzuweisen, ebenso wenig waren Hohlräume an Stelle der Stärke zu constatiren. Ob hier, wie Kohl bei der Kentia annimmt, die Stärkekörner „im wahren Sinne des Wortes" „versteinert" sind, oder ob die Stärke in gelöster Form einen Ausweg gefunden hat und an ihre Stelle Kiesel getreten ist, muss ich auf sich beruhen lassen. Soviel scheint mir jedoch sicher zu sein, da die Gestalt der Stärkekörner im Kieselkörper noch zu erkennen ist, dass die Verkieselung der Stärkekörner später erfolgt, erst nach Verkieselung des übrigen Zellinhaltes.

Zum Schluss bleibt mir noch die Frage nach der biologischen Bedeutung der Kieselkörper zu erörtern. Dass dieselben, wie Kohl[1]) annimmt, der Pflanze bei eintretenden Wassermangel, von irgend welchem Nutzen seien dadurch, dass sie ein Zusammenfallen des Gewebes verhindern, muss nach Angaben Goebels[2]) als ausgeschlossen gelten, da alle Podostemaceen schon nach ganz kurzer Zeit zu Grunde gehen, wenn sie nicht mehr vom Wasser umspült werden.

Dass die Kieselkörper einen Schutz gegen das Gefressenwerden von Thieren bieten, macht die sonderbare Entwickelung des erwähnten spitzen Körpers an den Blattzipfeln, sowie dessen leichte Lösbarkeit aus dem Gewebe immerhin nicht unwahrscheinlich.

Fig. 21. Schuppenblätter, 20/1. Aussen- und Innenseite; die dunkel gehaltenen Zellen enthalten Kieselkörper.

Ob weiter die Kieselbildungen, die in ihrer Anordnung bei der Weddellina, wie bei anderen Arten (vergl. Kohl, a. a. O. pag. 307) augenscheinlich recht vortheilhaft sind (Fig. 21), um einen Druck von aussen wirksam abzuwehren, auch noch entwickelten Pflanzen einen Schutz gewähren können, will ich unentschieden lassen. Hingegen kann es keinem Zweifel unterliegen, dass den jungen, in der ersten Entwickelung stehenden Sprossen, die bedeckt sind von den dachziegelig über einander liegenden Schuppenblättern, die Kieselkörper derselben einen nicht unbeträchtlichen Schutz zu Theil werden lassen.

1) a. a. O. pag. 307.

2) Goebel, Biol. Schild., pag. 336.

Vorliegende Arbeit wurde im kgl. pflanzen-physiologischen Institut zu München unter Leitung des Herrn Prof. Dr. K. Goebel ausgeführt. Diesem meinem hochverehrten Lehrer spreche ich für die bereitwillige Ueberlassung des nöthigen Materials, sowie für das meiner Arbeit entgegengebrachte Interesse meinen verbindlichsten Dank aus.